

LA NATURE EXACTE DE L'*ACROCHAETIUM POLYIDIS* (RHODOPHYCÉES, ACROCHAETIALES)

F. MAGNE* et M.H. ABDEL-RAHMAN*

RÉSUMÉ. A partir d'une culture d'*Acrochaetium polyidis* (Ros.) Børgesen issue de matériel récolté pour la première fois sur les côtes de France, les A. ont obtenu des tétrasporocystes puis des gamétophytes fertiles correspondant à l'*Helminthora divaricata* (C. Ag.) J. Ag. Le problème de la spécificité des rapports hôte-tétrasporophyte est discuté pour cette espèce et d'autres du même genre.

ABSTRACT. — Starting from a culture coming from material of *Acrochaetium polyidis* (Ros.) Børgesen collected for the first time on French coast, the A. have obtained tetrasporocysts then fertile gametophytes corresponding to *Helminthora divaricata* (C. Ag.) J. Ag. The problem of host-tetrasporophyte specificity is discussed for this species and some others of the same genus.

INTRODUCTION

Cette espèce, qui vit en endophyte dans le *Polyides rotundus* (Hudson) Greville, semble n'avoir été que rarement rencontrée. Décrite des eaux danoises par ROSENINGE (1909, p. 132-134, sous le nom de *Chantransia polyidis*) à partir d'échantillons stériles, elle a été retrouvée en Suède (LEVRING, 1935) mais semble absente des Îles Britanniques (DIXON et IRVINE, 1977). Hors d'Europe, elle n'a été observée qu'en Australie par WOELKERLING (1971, sous le nom de *Colaconema polyidis* (Ros.) Woelk.).

Elle est bien caractérisée par son habitat endophyte — dont la spécificité, toutefois, méritera une discussion ultérieure — par la forte taille de ses cellules, caractère assez peu courant chez les *Acrochaetium* endophytes, et surtout par la structure du plaste dont est pourvue chaque cellule. Elle est connue pour porter des monosporocystes d'un aspect peu caractéristique, et des tétrasporocystes de grande taille de type crucié, signalés par LEVRING (1935) et KYLIN (1944) et figurés pour la première fois par WOELKERLING (1971, fig. 19 A à J et fig. 27 A).

* Laboratoire de Biologie végétale marine, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), 7 Quai Saint-Bernard, 75230 Paris Cedex 05.

Jusqu'à ce jour, sa présence n'avait pas été signalée sur les côtes françaises. Nous l'y avons rencontrée, tout d'abord en rade de Brest (octobre 1981), puis à Roscoff dans du matériel que nous a très aimablement procuré Mme J. CABIOCH (janvier 1983), ce dont nous la remercions très vivement.

La préparation d'une souche pure de cette espèce, puis sa mise en culture, ont permis d'obtenir la formation de tétrasporocystes et, à partir des tétraspores celle de gamétophytes qui ont été identifiés à l'*Helminthora divaricata* (C. Ag.) J. Ag.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La souche unialgale (n° 487) qui a été utilisée au cours de ce travail a été préparée à partir de matériel sauvage récolté en octobre 1981 à l'anse du Caro, rade de Brest (Finistère). Les cultures ont été entretenues en milieu ES de PROVASOLI (1968), renouvelé chaque semaine, dans des flacons d'Erlenmeyer d'une capacité de 250 ml, placés en enceintes à température contrôlée ($10, 12, 14, 16, 18$ et $20 \pm 0,5^\circ\text{C}$) sous des éclairagements fournis par des tubes fluorescents Mazda type «blanc industrie», d'une intensité de 4 à $50 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, et selon des régimes de photopériodes de jours courts ($8\text{-}\overline{16}$ ou JC), jours moyens ($12\text{-}\overline{12}$ ou JM) et jours longs ($16\text{-}\overline{8}$ ou JL). Tous les échantillons ont été examinés à l'état vivant.

RÉSULTATS

1. — Matériel sauvage

Le thalle se présente à l'état de filaments ramifiés cheminant entre les cellules du *Polyides*, dans tous les sens de l'espace mais orientés souvent dans le même sens que les files cellulaires; ainsi ces filaments sont longitudinaux dans la région médullaire, et principalement radiaires dans les zones corticales internes et externes, aboutissant souvent au niveau de la surface de l'hôte. Tout comme ROSENVINGE (1909) et LEVRING (1935), nous n'avons pu observer de filaments externes à l'hôte.

Ces filaments constamment endophytes sont constitués de cellules de forme et de taille variables. Cependant, on remarque qu'elles sont d'autant moins volumineuses et d'autant plus isodiamétriques qu'elles sont situées plus près de la surface, les cellules profondes étant ordinairement longuement cylindriques et de grandes dimensions (de 7 à $15 \mu\text{m}$ de largeur sur 40 à $50 \mu\text{m}$ de longueur). Chaque cellule contient un seul plaste, formé d'une plaque pariétale mince pourvue d'un pyrénóïde et le plus souvent divisée en lobes nombreux par des incisions très profondes, toutefois cette structure remarquable est difficile à observer dans les cellules à contenu très dense (voir fig. 1 A, B et C).

Sur ce matériel sauvage nous n'avons observé ni monosporocystes ni tétra-

sporocystes, bien qu'il soit de nature tétrasporophytique comme les cultures l'ont révélé.

2. — Tétrasporophytes en culture

Le développement végétatif de cette espèce a été obtenu avec facilité, la croissance (ainsi que la production de monospores) étant satisfaisante à toutes les températures et tous les régimes de photopériodes employés, à condition que l'intensité de l'éclairement fourni ne dépasse pas $40 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

L'appareil végétatif (fig. 2 A à J et fig. 6 D) obtenu en culture est un système de filaments rampants portant des filaments dressés de même aspect mais le plus souvent plus étroits, et de longueur très variable. Le plus souvent, les cellules sont cylindriques, d'une largeur variant de 10 à 20 μm pour une longueur de 30 à 100 (150) μm . La cytologie est conforme à celle du matériel sauvage.

Ces filaments portent fréquemment des monosporocystes (fig. 2 J et 3 D) qui se présentent comme des cellules sub-sphériques d'environ 18 à 20 μm , en position terminale ou, le plus souvent, latérale et assez fréquemment portés par une cellule-support plus ou moins isodiamétrique (fig. 3 D).

La germination des monospores (fig. 2 A à F et fig. 6 A à C) s'effectue sans que celles-ci se vident de leur contenu.

La formation des tétrasporocystes a été obtenue dans toutes les conditions de photopériodes, à des températures de 10 à 14°C (avec toutefois une production moindre à 14°C) et sous un éclairement ne dépassant pas $20 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

Les tétrasporocystes, de type crucié, sont à contour plus ou moins elliptique, de 24 à 26 μm de large pour 27 à 30 μm de long. Ils paraissent être, en principe, en position terminale, mais la croissance du rameau se continuant par une prolifération de la cellule qui les porte (ou parfois de la cellule qui porte cette dernière), ils se retrouvent fréquemment en position latérale (fig. 3 B à E et fig. 6 E à G). On peut remarquer que, toujours, un tétrasporocyste repose lui aussi — comme quelquefois un monosporocyste — sur une cellule-support différenciée.

3. — Gamétophytes en culture

Les tétraspores, une fois libérées, conservent pendant un temps une certaine métabolisme puis se fixent et germent de la même façon que les monospores de tétrasporophytes. Elles forment dès le début des filaments rampants plus ou moins moniliformes qui adhèrent très fermement au support et, en se ramifiant dans un plan, constituent un disque de base. Sur celui-ci, par la suite, vont se développer uniquement des filaments à cellules cylindriques; les uns vont continuer le disque alors que les autres vont former la partie dressée du thalle. Dans celle-ci, constituée tout d'abord de nombreux filaments dressés de longueur variable, un de ces derniers — ou parfois deux ou trois — va acquérir des dimensions cellulaires plus importantes (cellules larges de 20 μm , alors qu'ailleurs elles sont de 10 μm) et bénéficier d'une croissance plus rapide. Au bout de peu de temps se trouve ainsi constitué le filament (fig. 7 C) qui va produire un

cladome; la structure de ce dernier est donc uniaxiale à l'origine.

Ensuite, et rapidement, à partir de cellules situées sur ce filament dressé privilégié et sur ses ramifications, se forment de nombreux filaments ascendants de faible diamètre; tous ces filaments s'accroissent par l'activité de leurs cellules apicales respectives, s'agglomèrent – constituant un faisceau multiaxial – et produisent latéralement des pleuridies (ramifications à croissance limitée). Ainsi s'est constitué un cladome multiaxial (fig. 7 D et E). Il a été possible d'obtenir, en moins de deux mois, des cladomes d'une longueur de 2 à 3 cm, dont la structure correspond exactement à celle de l'*Helminthora divaricata* tel qu'il a été décrit par THURET et BORNET (1878), et qui ont produit des gamétocystes mâles et femelles (les premiers étant de beaucoup les plus précoces) sur individus distincts; ces organes sexués (fig. 5 et 7) correspondent exactement, eux-aussi, par leur structure et leur position, à la description citée ci-dessus qu'il est donc inutile de répéter.

DISCUSSION

Ce travail a conduit à plusieurs acquisitions.

Tout d'abord il rejoint dans ses conclusions celles auxquelles aboutit BOILLOT relativement au cycle de développement de l'*Helminthora divaricata*. Cet auteur a en effet montré (1971 c, 1971 d, 1972) que cette espèce, rencontrée jusqu'alors dans la nature seulement à l'état de gamétophytes, possède en réalité un tétrasporophyte filamenteux dont les tétraspores se forment avec méiose et redonnent de nouveaux gamétophytes. Ce tétrasporophyte n'avait pas été identifié par BOILLOT à l'époque; nous montrons ici qu'il correspond à l'*Acrochaetium polyidis* et que le déroulement complet du cycle de développement de l'*Helminthora* peut également être obtenu à partir de cet *Acrochaetium* récolté dans la nature. On peut supposer, avec beaucoup de vraisemblance, qu'à l'état sauvage, il y a, tout comme en culture, alternance entre le gamétophyte (porteur de carposporophytes) et le tétrasporophyte; ce dernier, qui jusque là répondait au binôme *Acrochaetium polyidis* (Ros.) Boergesen, doit être maintenant rejeté de l'ordre des Acrochaetiales.

L'examen de l'ensemble des figures contenues dans le présent travail et relatives à la structure des tétrasporocystes (fig. 3, B à E et fig. 6, E, F et G) ainsi que de celles publiées par BOILLOT (1971 b, 1972) fait apparaître un détail que n'ont souligné ni cette dernière dans les cultures, ni WOELKERLING (1971) sur du matériel sauvage rapporté – sous le nom de *Colaconema polyidis* (Ros.) Woelk. – à la même espèce. Ce détail consiste en la présence, constante semble-t-il, d'une cellule-support, bien individualisée par sa petite taille et ses proportions plus ou moins isodiamétriques, à la base de chaque tétrasporocyste.

DIXON (1963, p. 186; 1973, p. 195) a, le premier semble-t-il, exprimé l'hypothèse que certaines espèces d'Acrochaetiales pourraient bien correspondre au tétrasporophyte de certaines Rhodophycées connues jusque là seulement par des gamétophytes et considérées de ce fait comme des haplobiontes (au

sens de SVEDELIUS, 1915). Depuis que le doute a été attaché à l'authenticité de cette dernière notion (MAGNE, 1964), des travaux ont révélé l'existence d'un tétrasporophyte de type filamenteux, d'aspect acrochaetioïde, chez un nombre de plus en plus important d'espèces jusque là supposées haplobiontes : *Liagora farinosa* (VON STOSCH, 1965), *Nemalion multifidum* (FRIES, 1967), *Nemalion vermiculare* (UMEZAKI, 1967), *Scinaia furcellata* (BOILLOT, 1968), *Pseudogloiophloea confusa* (RAMUS, 1969), *Acrosymphyton purpuriferum* (CORTEL-BREEMAN et VAN DEN HOEK, 1970), *Scinaia complanata* (VAN DEN HOEK et CORTEL-BREEMAN, 1970), *Liagora distenta* (COUTÉ, 1971), *Scinaia japonica* (UMEZAKI, 1971), *Helminthora divaricata* (BOILLOT, 1971 c), *Helminthocladia calvadosii* (BOILLOT, 1971 b), *Scinaia turgida* (BOILLOT, 1971 a), *Dermonema pulvinata* et *Helminthocladia australis* (UMEZAKI, 1972), *Kallymenia microphylla* (CODOMIER, 1973). Mais jamais il n'a été possible d'identifier l'un de ces tétrasporophytes à l'une quelconque des espèces d'Acrochaetiales déjà décrites, à l'exception de celui du *Kallymenia microphylla* J. Ag. Chez cette espèce, CODOMIER a pu obtenir en culture, à partir de carpospores, un thalle rampant qu'il considère comme le tétrasporophyte — bien que les tétraspores n'aient pu être observées — et qu'il identifie au *Rhodochorton hauckii* (Schiffner) Hamel; toutefois, cette identification ne peut être que conjecturale tant que la culture de tétraspores de *Rh. hauckii* récolté dans la nature n'a pas été tentée et réussie. Si bien que, dans l'état actuel de nos connaissances, le cas de l'*Acrochaetium polyidis* constitue la première démonstration irréfutable de l'hypothèse de DIXON.

La recherche des conditions de la formation des organes reproducteurs a montré que, contrairement à un certain nombre de Rhodophycées examinées plus ou moins récemment à ce point de vue, par exemple *Porphyra tenera* (DRING, 1967; RENTSCHLER, 1967), *Calosiphonia vermicularis* (MAYHOUB, 1976), *Acrosymphyton purpuriferum* (CORTEL-BREEMAN et TEN HOOPEN, 1978), *Acrochaetium asparagopsis* (ABDEL RAHMAN et MAGNE, 1981), *Dumontia contorta* (RIETEMA, 1982), *Halymenia latifolia* (MAGGS et GUIRY, 1982), l'*Helminthora divaricata* (gamétophyte et tétrasporophyte) se montre indifférent aux conditions photopériodiques, ce qui confirme les conclusions auxquelles était déjà parvenue BOILLOT (1971 c). En revanche, le déroulement de son cycle est sous le contrôle de la température : la formation des tétrasporocystes n'a lieu qu'à des températures relativement basses (10 à 14°C) tandis que l'édification des gamétophytes et la fertilité des cladomes sont assujetties à des températures plus élevées (de 14° à 18°C), l'intensité de l'éclairement devant demeurer basse.

L'obtention des organes sexués d'*Helminthora divaricata* chez des individus en culture — ce que BOILLOT (1971 c, 1971 d, 1972) n'avait pu obtenir, sans doute parce qu'elle ne disposait que d'un éventail trop étroit de conditions de culture — permet d'espérer obtenir le déroulement complet du cycle en culture, objectif pour lequel le temps a manqué jusque là. Les gamétophytes d'*Helminthora* en culture fournissent enfin un exemple nouveau permettant d'étudier le processus d'édification du point végétatif d'un jeune cladome multiaxial. Les quelques observations rapportées ici permettent déjà d'affirmer que, chez

cette forme comme chez un certain nombre d'autres Rhodophycées multiaxiales (*Liagora farinosa*, VON STOSCH, 1965; *Pseudogloiophloea confusa*, RAMUS, 1969; *Scinaia furcellata*, BOILLOT, 1969 ...), la structure de type multiaxial dérive en fait d'un rameau tout d'abord uniaxial; certaines au moins des ramifications de ce dernier lui deviennent parallèles et poursuivent leur croissance en s'intriquant pour constituer enfin le faisceau central du rameau multiaxial.

Un dernier point intéressant peut être soulevé; il concerne la spécificité des rapports entre le tétrasporophyte et son hôte. Trois cas semblent pouvoir être distingués, selon l'origine géographique du matériel.

Sur les côtes atlantiques d'Europe, le sporophyte (*Acrochaetium polyidis*) semble jusqu'à présent strictement associé au *Polyides*, puisqu'il n'a été rencontré que dans cette espèce (ROSENVINGE, 1909; LEVRING, 1935; nous-mêmes). Il semble qu'il existe une association fréquente du gamétophyte (*Helminthora divaricata*) au *Polyides* ainsi que cela a été noté par plusieurs auteurs (LE JOLIS, 1863; CROUAN, 1867; ROSENVINGE, 1909; FELDMANN, 1954) et est en outre attesté par de nombreux échantillons d'herbiers pour lesquels le support, s'il a été conservé, se révèle être à l'examen un rameau de *Polyides* (observation inédite).

En Méditerranée, où le *Polyides* est inconnu, l'*Helminthora divaricata* a été signalé notamment en Adriatique (HAUCK, 1885) et à Marseille par CASTAGNE (voir HAMEL, 1930). Il conviendrait de vérifier si les échantillons de référence — tous très petits — ont été correctement déterminés et, dans l'affirmative, de rechercher si le tétrasporophyte correspondant vit là aussi en endophyte et dans quelle espèce, son hôte normal faisant défaut.

Dans les autres mers du globe, enfin, où n'existent ni l'*Helminthora divaricata* ni le *Polyides*, on peut rencontrer diverses autres espèces du g. *Helminthora*. Toutefois, il n'est qu'un seul point, l'Australie méridionale, pour lequel on dispose d'une information relative aux tétrasporophytes correspondant à ces espèces. Là, en effet, WOELKERLING (1971) a montré qu'existe, dans des *Codium*, une forme acrochaetioïde (*Colaconema polyidis* (Ros.) Woelkerling) extrêmement proche du sporophyte observé en culture par BOILLOT puis par nous-même, présentant des tétrasporocystes cruciés pareillement pourvus chacun d'une cellule-support isodiamétrique; il s'agit très vraisemblablement du tétrasporophyte correspondant à l'une des deux espèces d'*Helminthora* connues de cette région (*H. lindaueri* Desikachary et *H. australis* J. Ag. ex Levring, d'après WOMERSLEY, 1965). Les progrès dans ce domaine seront en grande partie tributaire des cultures qui pourront être entreprises.

BIBLIOGRAPHIE

- ABDEL-RAHMAN, M.H.M. et MAGNE, F., 1981 — Le cycle de développement de l'*Acrochaetium asparagopsis* (Rhodophycées, Acrochaetiales). *Cryptogamie : Algologie* 2 : 163-170.
- BOILLOT, A., 1968 — Sur l'existence d'un tétrasporophyte dans le cycle de *Scinaia furcellata* (Turner) Bivona, Némationales. *C. R. Acad. Sci. Paris* 266 D : 1831-1832.

- BOILLOT, A., 1969 — Sur le développement des tétraspores et l'édification du gamétophyte chez *Scinaea furcellata* (Turner) Bivona, Rhodophycées (Némationales). *C. R. Acad. Sci. Paris* 268 D : 273-275.
- BOILLOT, A., 1971 a — Sur le cycle de *Scinaea turgida*. *Bull. Soc. phyc. Fr.* 16 : 68-69.
- BOILLOT, A., 1971 b — Sur le cycle de l'*Helminthocladia calvadosii*. *Bull. Soc. phyc. Fr.* 16 : 106-110.
- BOILLOT, A., 1971 c — Sur la présence de tétraspores dans le cycle d'*Helminthora divaricata* (C. Agardh) J. Agardh (Rhodophycées, Némationales). *C. R. Acad. Sci. Paris* 272 D : 932-933.
- BOILLOT, A., 1971 d — Recherches sur le cycle sexué de quelques Rhodophycées. Thèse, Université de Paris VI.
- BOILLOT, A., 1972 — Cycle biologique de quelques Némationales. *Botaniste* 55 : 207-250.
- BOILLOT, A., 1974 — Le sporophyte de l'*Helminthocladia calvadosii* (Lamouroux) Setchell (Rhodophycée, Némationale). *Botaniste* 56 : 187-192.
- CODOMIER, L., 1973 — Sur le développement des spores et la formation du thalle rampant de *Kallymenia microphylla* J. Ag. (Rhodophyceae, Cryptonemiales). *G. Bot. Ital.* 107 : 269-280.
- CORTEL-BREEMAN, A.M. et VAN DEN HOEK, C., 1970 — Life history studies on Rhodophyceae 1. *Acrosymphyton purpuriferum* (J. Ag.) Kütz., *Acta bot. neerl.* 19 : 265-284.
- CORTEL-BREEMAN, A.M. et TEN HOOPEN, A., 1978 — The short day response in *Acrosymphyton purpuriferum* (J. Ag.) Sjöstr. (Rhodophyceae, Cryptonemiales). *Phycologia* 17 : 125-132.
- COUTÉ, A., 1971 — Sur le cycle morphologique de *Liagora tetrasporifera* comparé à celui de *Liagora distenta* (Rhodophycées, Némationales, Helminthocladiales). *C. R. Acad. Sci. Paris* 273 D : 626-629.
- CROUAN, P.L. et CROUAN, H.M., 1867 — Florule du Finistère. Klincksieck, Paris.
- DIXON, P.S., 1963 — The Rhodophyta : some aspects of their biology. *Oceanogr. mar. Biol. ann. Rev.* 1 : 177-196.
- DIXON, P.S., 1973 — Biology of Rhodophyta. Olver et Boyd, éd., Edinburgh, 285 p.
- DIXON, P.S. et IRVINE, L.M., 1977 — Seaweeds of the British Isles, Vol. 1, Part 1. *British Museum (Natural History)*, Londres, 252 p.
- DRING, M.J., 1967 — Effects of daylength on growth and reproduction of the Conchocelis-phase of *Porphyra tenera*. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 47 : 501-510.
- FRIES, L., 1967 — The sporophyte of *Nemalion multifidum* (Weber et Mohr) J. Ag. *Svensk Bot. Tidskr.* 61 : 457-462.
- HAMEL, G., 1930 — Floridées de France VI. *Rev. algol.* 5 : 61-109.
- HAUCK, F., 1885 — Die Meeresalgen Deutschlands und Oesterreichs. II : Rabenhorst, L. Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und Schweiz. éd. 2.2. Leipzig.
- KYLIN, H., 1944 — Die Rhodophyceen der Schwedischen Westküste. *Acta Univ. Lund. (Adv. 2)*, 40 : 1-104.
- LE JOLIS, A., 1863 — Liste des algues marines de Cherbourg. *Mém. Soc. Imp. Sci. nat. math. Cherbourg* 10 : 6-168.
- LEVRING, T., 1935 — Ueber einige Meeresalgen bei Krustineberg an der schwedischen Westküste. *Bot. Notiser* : 455-463.
- MAGGS, C.A. et GUIRY, M.D., 1982 — Morphology, phenology and photoperiodism in *Halymenia latifolia* Kütz. (Rhodophyta) from Ireland. *Botanica Marina* 25 : 589-599.

- MAGNE, F., 1964 - Les Rhodophycées à cycle haplophasique existent-elles ? C. R. 4e Congrès Int. Algues marines (Biarritz, 1961): 112-116.
- MAYHOUB, H., 1976 - Cycle de développement du *Calosiphonia vermicularis* (J. Ag.) Sch. (Rhodophycées, Gigartinales). Mise en évidence d'une réponse photopériodique *Bull. Soc. phycol. Fr.* 21 : 48.
- PROVASOLI, L., 1968 - Media and prospects for the cultivation of marine algae. Dans : Cultures and collection of Algae, A. Watanabe et A. Hattori, éd., Proc. U.S. Japan Conf. Hakone, septembre 1966. *Jap. Soc. Plant Physiol.* : 63-75.
- RAMUS, J., 1969 - The developmental sequence of the marine red alga *Pseudogloioiphloea* in culture. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 52 : 1-28.
- RENTSCHLER, H.G., 1967 - Photoperiodische Induktion der Monosporenbildung bei *Porphyra tenera* Kjellm. (Rhodophyta, Bangiophyceae). *Planta* 76 : 65-74.
- RIETEMA, H., 1982 - Effets of photoperiod and temperature on macrothallus initiation in *Dumontia contorta* (Rhodophyta). *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 8 : 187-196.
- ROSENVINGE, L.K., 1909 - The marine algae of Denmark. I. Rhodophyceae 1. *K. danske Vidensk. Selsk. Skr. (Afd. 7, Række)* 7 : 1-151.
- SVEDELIUS, N., 1915 - Zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über *Scinaia furcellata*. *Nova Acta R. Soc. Scient. Upsal.*, ser. 4 : 1-55.
- THURET, G. et BORNET, E., 1878 - Études phycologiques, Masson éd., Paris, 105 p.
- UMEZAKI, I., 1967 - The tetrasporophyte of *Nemalion vermiculare* Sur. *Rev. algol.* 9 : 19-24.
- UZEMAKI, I., 1971 - The tetrasporophyte of *Scinaia japonica*. *Publ. Seto. mar. biol. Lab.* 19 : 65-71.
- UMEZAKI, I., 1972 - The life history of some Nemaliales whose tetrasporophytes were unknown. In : Abbott and Kurogi : Contribution to the systematics of benthic marine algae of the North Pacific: 231-242.
- VAN DEN HOEK, C. et CORTEL-BREEMAN, A.M., 1970 - Life history studies on Rhodophyceae III. *Scinaia complanata* (Collins) Cotton. *Act. Bot. Neerl.* 19 : 457-467.
- VON STOSCH, H.A., 1965 - The sporophyte of *Liagora farinosa* Lamour. *Br. phycol. Bull.* 2 : 486-496.
- WOELKERLING, W.J., 1971 - The morphology and taxonomy of the *Audoubertella* complex (Rhodophyta) in Southern Australia. *Aust. J. Bot.* (suppl. 1), 1-91.
- WOMERSLEY, H.B.S., 1965 - The Helmintholadiaceae (Rhodophyta) of Southern Australia. *Aust. J. Bot.* 13 : 451-487.

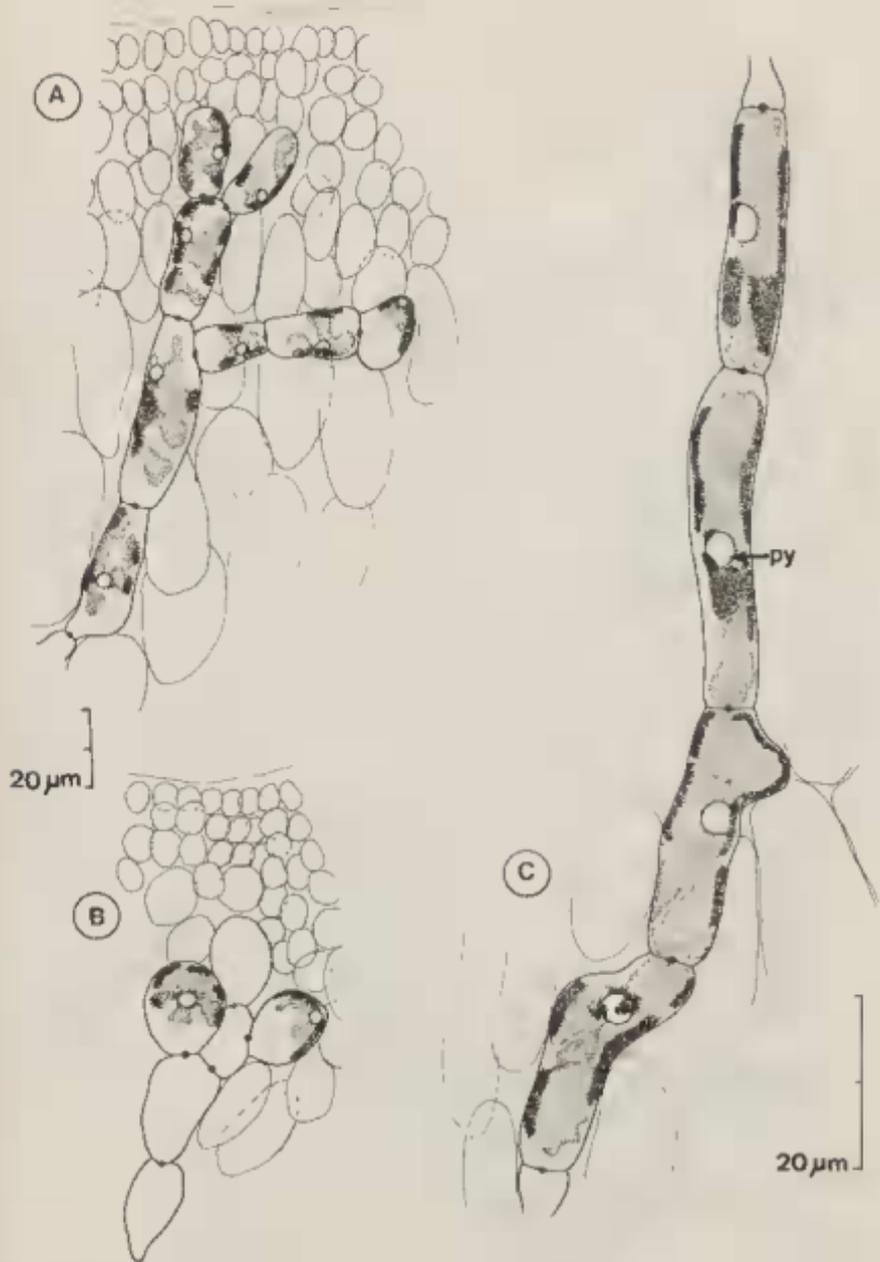


Fig. 1. — Matériel sauvage (rade de Brest) observé dans les tissus du *Polydora rotundus*.
 A et B : filaments ramifiés dans la zone corticale de l'hôte; on remarque les plastes formés de lobes très développés. C : filament observé dans la partie médullaire de l'hôte (sur cette figure, et sur toutes les suivantes, on lira : ca, carpogone; ms, monosporocystes; p, poil; py, pyrénolide; sp, spermatie; tr, trichogyne; ts, tétrasporocyste).

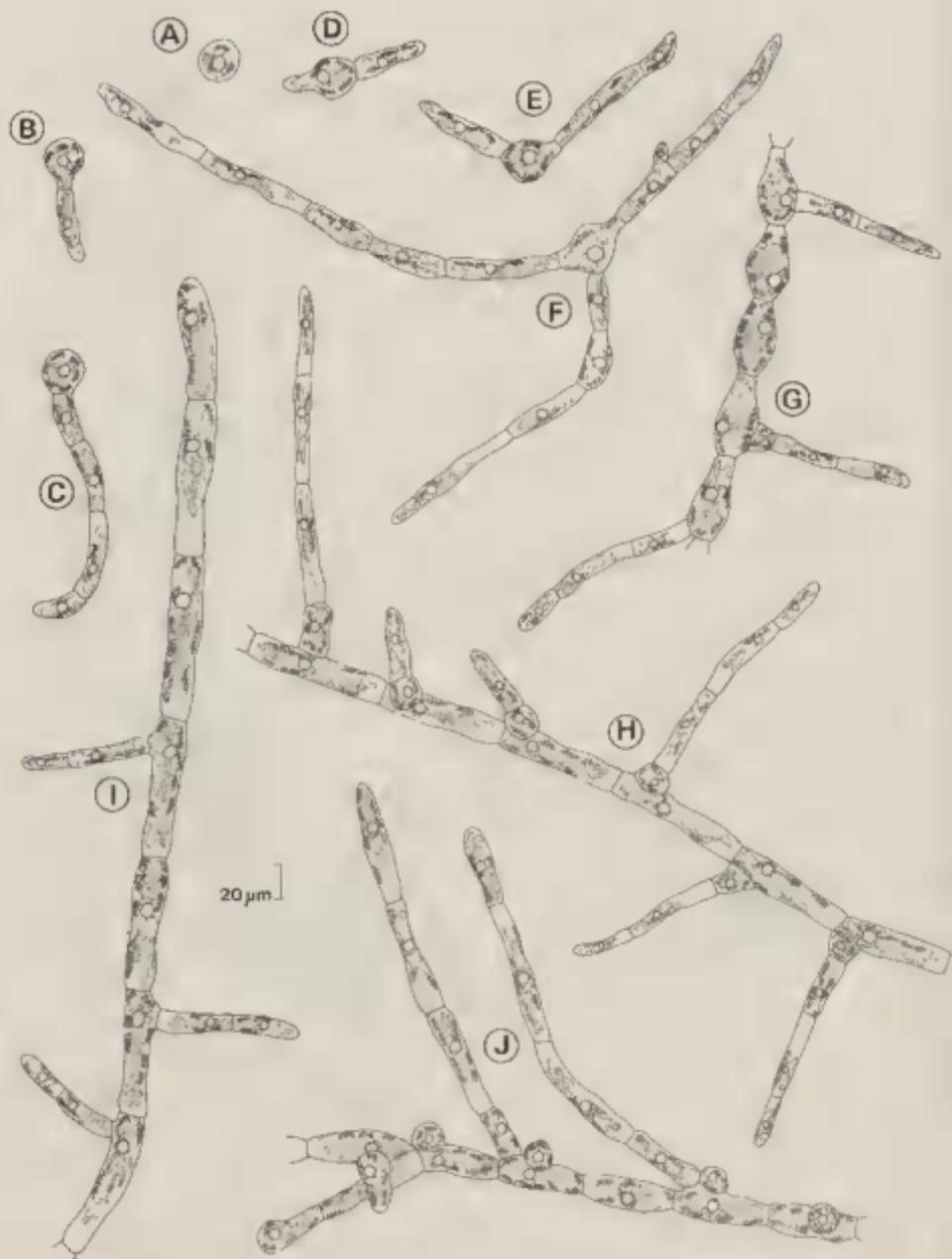


Fig. 2. — Tétrasterophytes en culture. A à F : différents stades du développement d'un thalle à partir d'une monospore. G à J : différents exemples de filaments dressés portés par des filaments rampants; en J, plusieurs monosporocystes latéraux et sessiles.

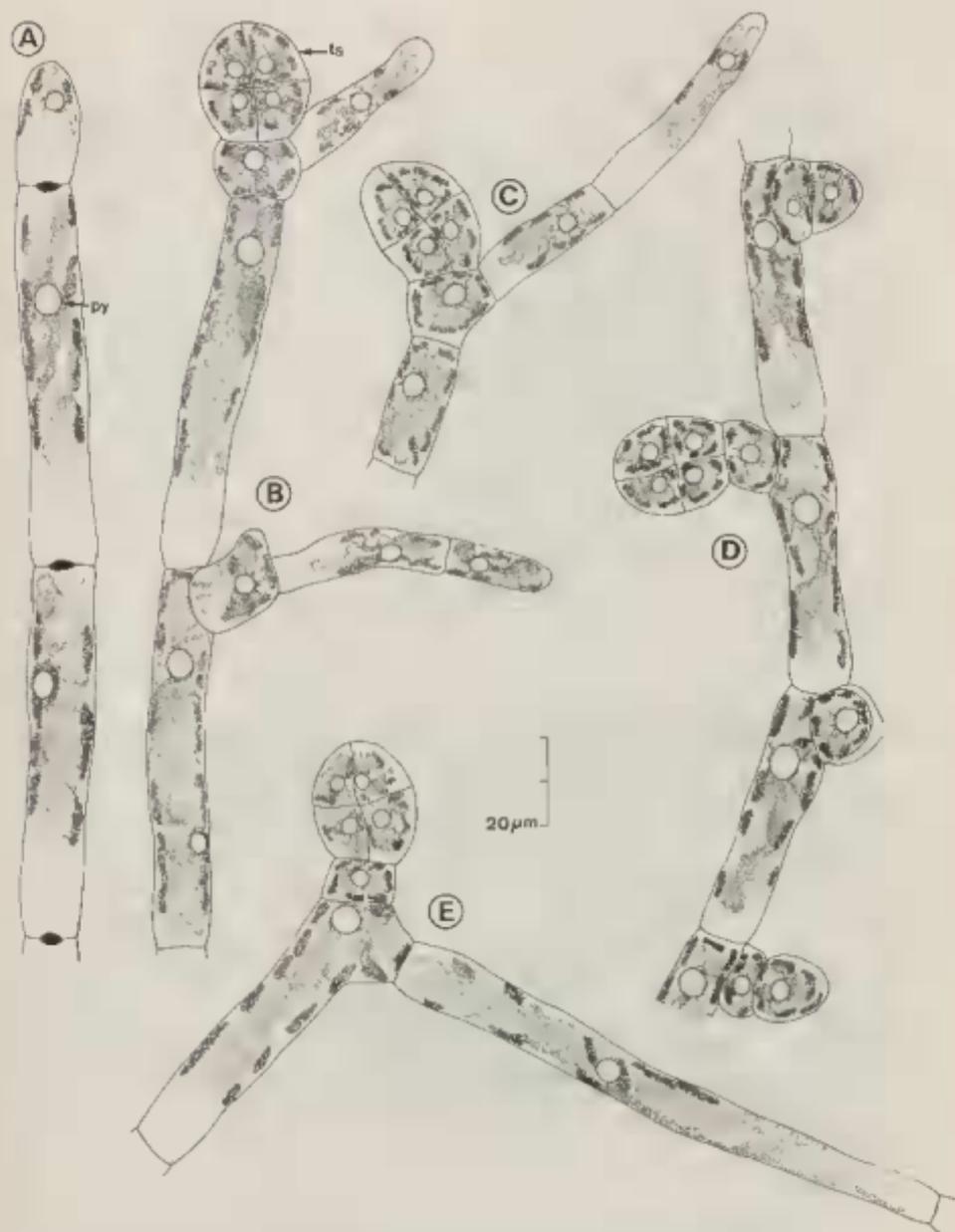


Fig. 3. -- Tétrasporytes en culture. A : aspects du plaste, et synapses. B à E : différents exemples de tétrasporocystes terminaux ou latéraux, et de monosporocystes.

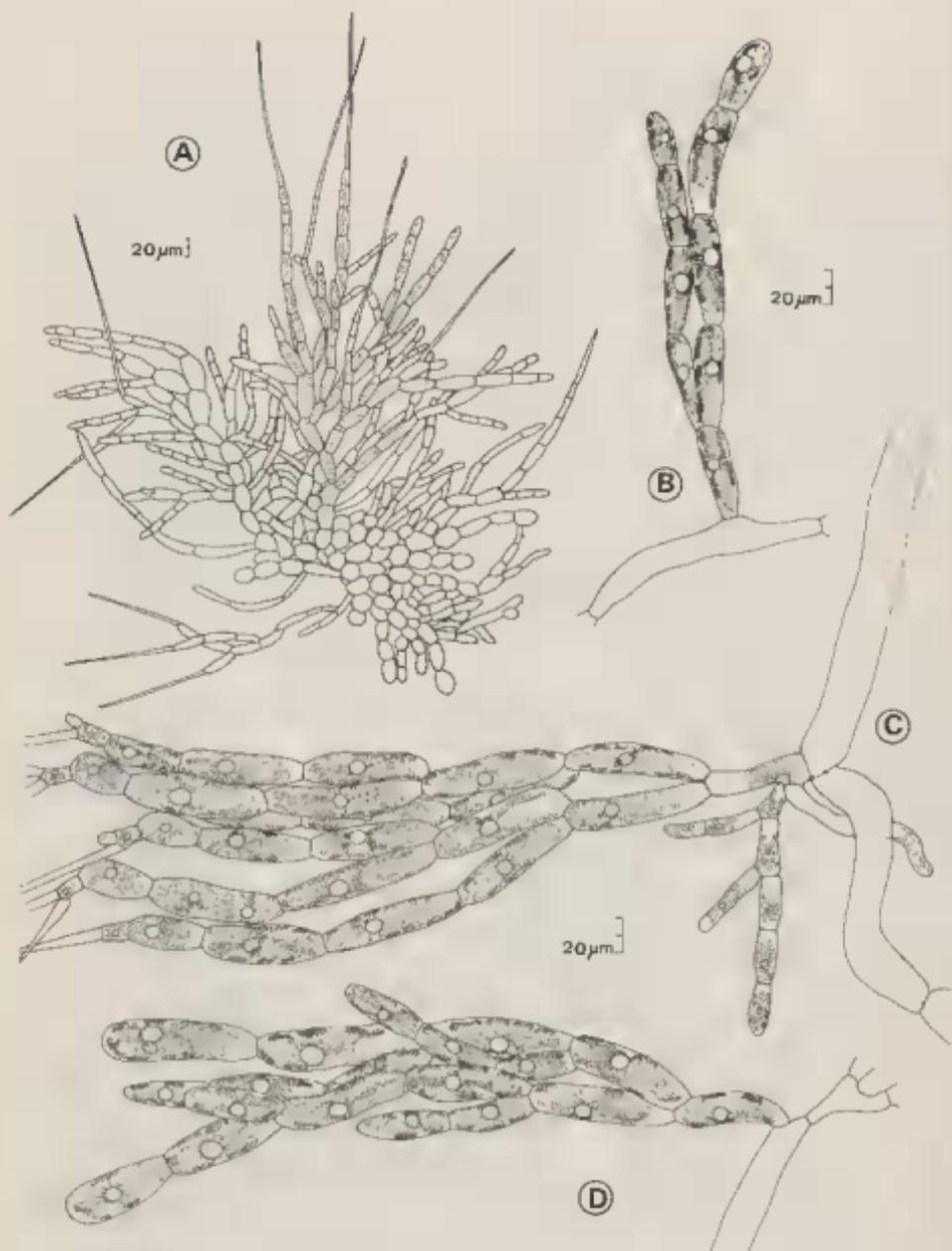


Fig. 4. Gamétophytes en culture. A : jeune gamétophyte constitué d'un disque basal et de nombreux filaments dressés dont l'un (grisé), plus développé, est destiné à former un cladome. B, C et D : trois pleuridies d'un même cladome; en C, un rhizoïde naît de la cellule coxiale de la pleuridie; poils aux extrémités.

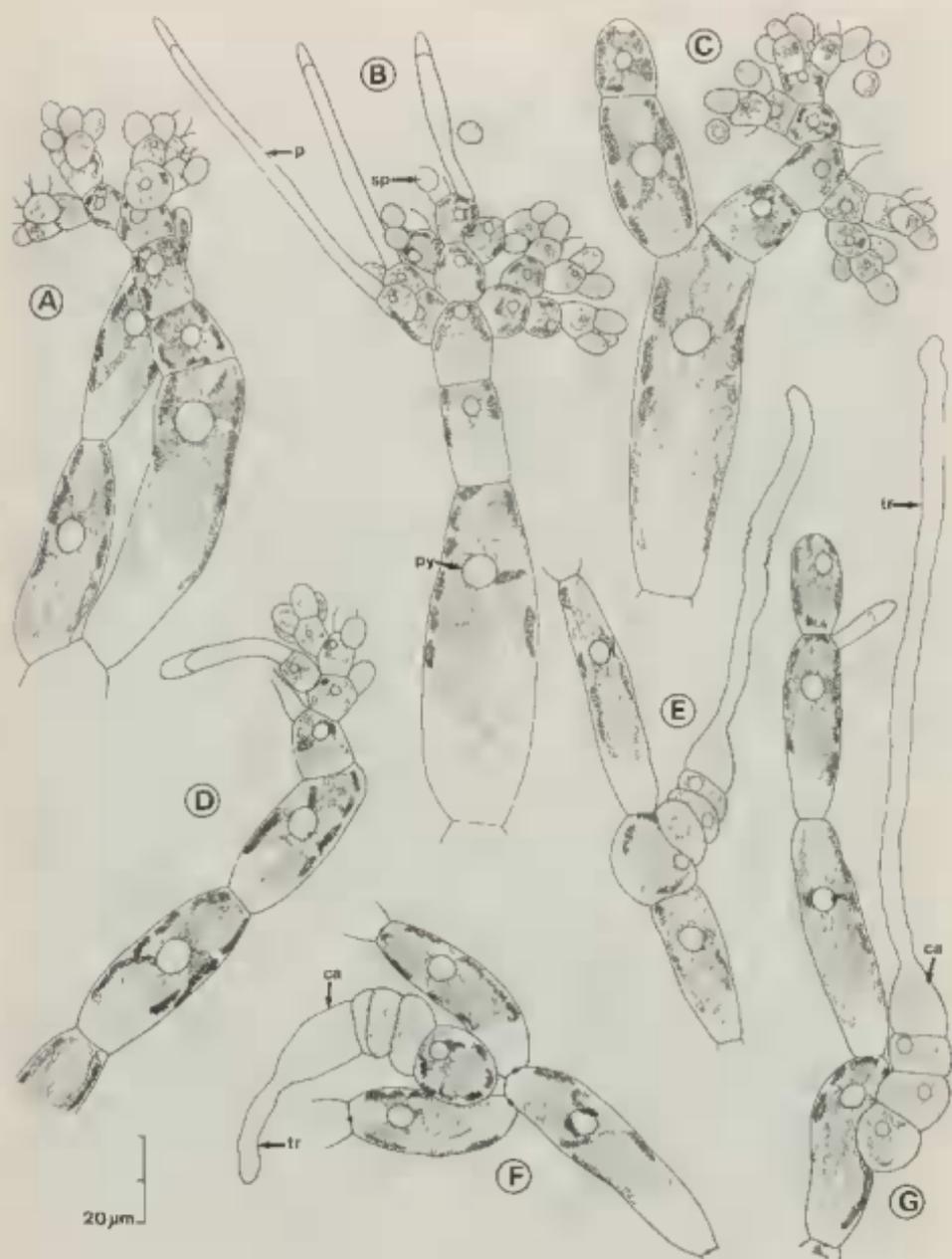


Fig. 5. — Gamétophytes en culture. A à D : portions de pleuridies d'un individu mâle portant, à leurs extrémités, des bouquets de spermatocystes. E, F et G : rameaux carpogoniaux d'un individu femelle; en E, le trichogyne est localement à surface ridée, ce qu'avait déjà observé THURET.

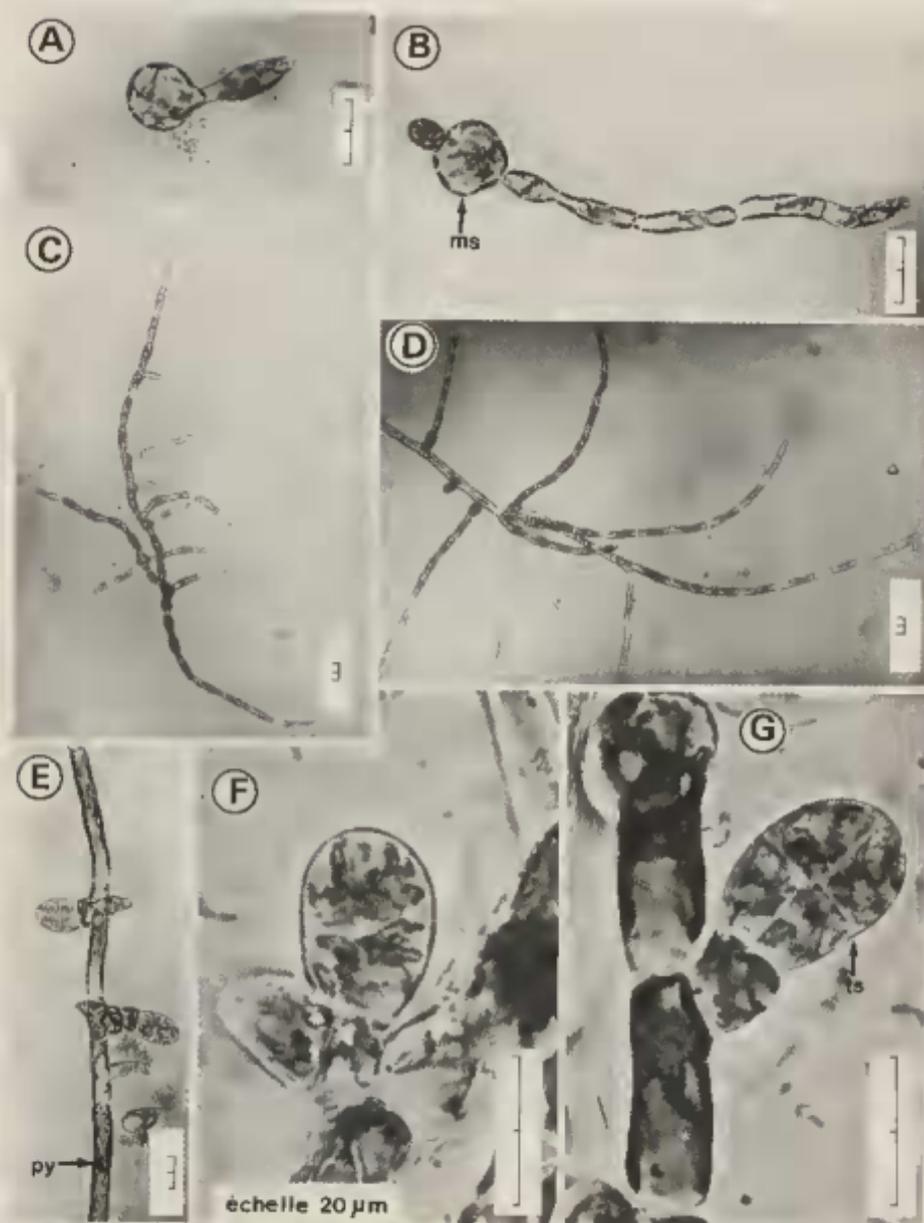


Fig. 6. — Tétrasterophytes en culture. A, B et C : différents stades de la germination de monospores. D : partie de thalle, avec filaments rampants et dressés. E, F et G : tétrasterocystes.

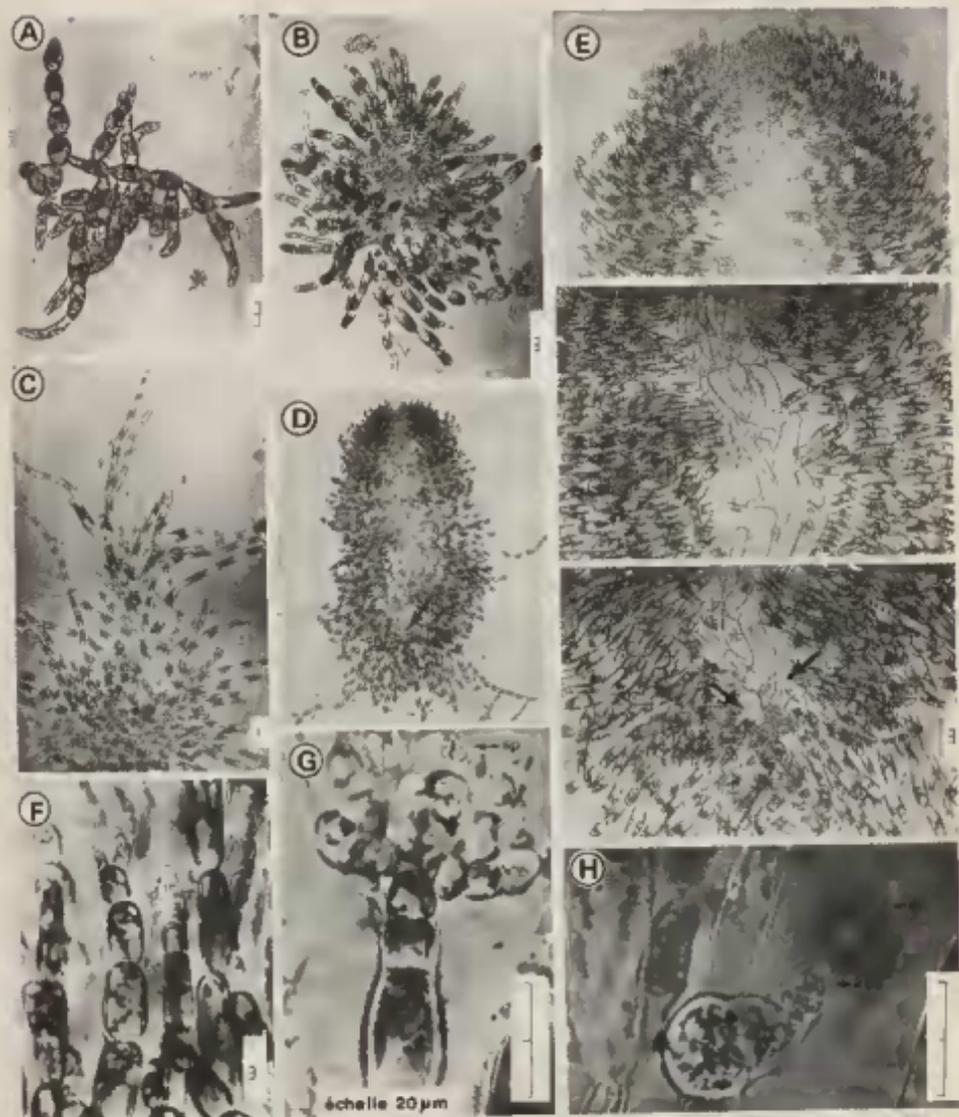


Fig. 7. — Gamétophytes en culture. A et B : développement du disque de base issu de la tétraspore. C : idem; stade plus avancé; présence d'un filament dressé bien développé, s'acheminant vers la formation d'un cladome. D et E : le même jeune cladome, à deux grossissements différents; le disque de base, masqué par de nombreux filaments pleurodiens, est à l'emplacement indiqué par les flèches. F et G : spermatocystes. H : rameau carpogonial.